

*APERÇU SUR LES PARTICULARITÉS STRUCTURALES DU BOIS
SECONDAIRE DES CONIFÈRES.*

Par A. LOUBIÈRE.

Le bois secondaire qui forme toujours la plus grande masse des troncs fossiles présente chez les Conifères une organisation histologique spéciale, définie par l'absence totale des vaisseaux parfaits et les doubles ponctuations disposées sur les parois des trachéides. Les formations secondaires ligneuses de ces Gymnospermes comprennent donc l'ensemble des couches annuelles successives qui résultent de l'activité de la face interne de l'assise cambiale. Elles sont traversées en direction horizontale par des rayons médullaires qui contiennent parfois des canaux sécréteurs et dans le sens vertical par du parenchyme ligneux ou des conduits résinifères qui peuvent être plus ou moins abondants, mais qui manquent assez souvent.

Ordinairement très allongées et prismatiques, tantôt à quatre, tantôt à six pans, les trachéides, nommées encore hydrostéréides, sont engrenées les unes dans les autres par leurs extrémités obliquement tronquées et munies principalement sur les faces latérales de ponctuations aréolées. Ces cellules fusiformes, ordonnées à la fois en zones concentriques et en files radiales, sont intermédiaires entre les vaisseaux fermés et les fibres proprement dites : elles tiennent des vaisseaux par leur cavité plus ou moins grande et les aréoles qui leur permettent de jouer le rôle d'organes conducteurs ; elles rappellent les fibres par leurs membranes épaisses qui en font des éléments de soutien. Ainsi, le corps ligneux des Conifères se trouve moins différencié que celui des Angiospermes, où il y a en même temps du tissu vasculaire et du tissu fibreux. Les particularités empruntées à la nature même des trachéides, à l'épaisseur plus ou moins grande de leurs parois n'existent dans les Conifères vivantes ni pour les genres, ni pour les espèces, et dans les troncs pétrifiés elles reposent exclusivement sur le mode de fossilisation et l'état dans lequel se trouvait le bois au moment où celle-ci a eu lieu. De même, la largeur des trachéides ne saurait non plus avoir de signification pour la distinction spécifique, car elle varie dans les différents membres de la plante : les trachéides des branches sont plus étroites que celles de la tige, et celles-ci sont encore plus étroites que les trachéides de la racine.

Les couches annuelles sont d'habitude nettement développées chez les Conifères. Si ces cercles ligneux n'ont pas été constatés chez quelques individus appartenant notamment aux genres *Araucaria*, *Ginkgo*, *Peuce*, cela ne prouve pas qu'elles font généralement défaut. Le nombre de ces couches, qui permet de déterminer l'âge des troncs ou des racines, n'est pas un caractère absolument certain ; cette apparence peut être interrompue ou répétée dans le courant d'une même année. Le plus ou moins de netteté de ces zones annuelles ne saurait non plus être considéré comme une particularité importante ; il n'est pas rare de voir dans une seule et même tige une grande différence à cet égard. Diverses sections de la famille des Conifères présentent bien des couches ligneuses plus étroites que d'autres, telles sont les Cupressinées, les Taxodinées, les Podocarpées, comparées aux Abiétinées ; mais ces distinctions ne s'étendent pas aux genres et aux espèces. On sait que la variation de l'épaisseur de ces formations secondaires n'a absolument rien de constant.

Chaque couche ligneuse commence par une zone interne, légère et claire, le bois de printemps, et finit par une zone externe, compacte et foncée, le bois d'automne. Entre ces deux assises pluricellulaires se trouve intercalé un feuillet de tissu plus ou moins distinct et qui correspond à la végétation estivale. Les trachéides du bois de printemps sont larges, à membranes minces ; celles du bois d'automne, au contraire, sont étroites, à parois fortement épaissies. Le bois printanier et le bois automnal étant formés de tissus différents, il en résulte une délimitation bien marquée des couches ligneuses. Cette différence se trouve dans une diminution progressive du diamètre radial, et, par conséquent, dans un aplatissement tangentiel des trachéides, à mesure qu'on s'avance vers la limite extérieure du bois d'automne ; il s'y ajoute une augmentation dans l'épaisseur des parois. On peut observer ce double phénomène en remarquant que dans le Pin sylvestre, par exemple, les éléments d'automne ont seulement le quart du diamètre radial des trachéides de printemps, avec une membrane deux fois plus épaisse. MOHL¹ a montré que la zone moyenne ou estivale peut faire défaut dans la racine. L'absence ou la présence de cette particularité, qui répond à la fonction de la racine, permettrait donc de distinguer le corps ligneux de cet organe de celui de la tige. La coupe transversale des trachéides affecte respectivement la forme d'un carré, d'un hexagone et d'un rectangle dans les zones printanière, estivale et automnale de chaque cercle annuel. Mais ces configurations normales sont sujettes à beaucoup d'exceptions et

1. MOHL, Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln (*Botan. Zeitung*, 1862).

d'irrégularités. Le contour en trapèze prédomine dans les *Cephalotaxus*, les *Glyptostrobus*, les *Callitris*. Les trachéides des genres *Juniperus* et *Widdringtonia* ont plutôt une forme cylindroïde à quatre ou six pans émoussés sur les angles. La section de celles des *Cedrus*, des *Tsuga* et *Pseudotsuga* donne lieu tantôt à un trapèze irrégulier et plus ou moins sinué, tantôt à un pentagone. Par contre, les genres *Abies*, *Picea*, *Pinus*, ainsi que beaucoup de Cupressinées se distinguent par une très grande régularité dans la forme de chaque hydrostéréide.

Abstraction faite du bois primaire, les trachéides annelées ou spirales sont très rares dans le bois secondaire des *Arbres verts*. Cependant, on les rencontre chez les *Taxus*, les *Cephalotaxus*, les *Torreya*, où l'on voit courir ces lignes d'épaississement en hélice entre les aréoles ; leur parcours peu ascendant est dextre. Il ne faut pas confondre, avec ces formations, les stries de la membrane qui peuvent exister dans tous les groupes et suivent un trajet ascendant sénestre.

L'arrangement, la forme et la disposition des aréoles, qui varient en passant d'un groupe à l'autre, sont tellement caractéristiques qu'elles contribuent grandement à reconnaître les bois des Conifères et permettent de distinguer un certain nombre de groupes, mais non de déterminer les genres. Ces aréoles se montrent toujours sur les faces des trachéides parallèles aux rayons du bois, tandis qu'elles sont plus rares sur les parois antéro-postérieures qui peuvent même en être entièrement démunies. Elles sont plus nombreuses sur les trachéides larges que sur celles qui terminent extérieurement chaque anneau annuel.

Les aréoles radiales, chez les *Dammara* et les *Araucaria*, sont à pore le plus souvent en croix, serrées les unes contre les autres en une ou plusieurs files. Ces ponctuations, quand elles sont unisériées, sont aplaties aux bords supérieur et inférieur, c'est-à-dire aux points de contact ; quand elles sont unisériées, elles sont réparties en spirale et leur contour externe prend une forme hexagonale régulière par l'effet d'une mutuelle compression. Les rangées multiples d'aréoles se trouvent limitées, chez les Conifères, à un petit nombre d'espèces. Cette distribution est, au contraire, très ordinaire chez les Cordaïtes, dont le bois, caractérisé en outre par la présence d'un large étui médullaire occupé par des diaphragmes de moelle, est désigné sous le nom de *Cordaixylon*.

Chez toutes les autres Conifères, les aréoles sont arrondies, tantôt contiguës, tantôt séparées l'une de l'autre par des intervalles appréciables plus ou moins inégaux, en files simples, opposées, lorsqu'elles sont sur deux rangées. Elles alternent et sont rarement superposées dans une direction verticale, chez les Taxinées et les Séquoiées. Les ponctuations des faces tangentiellles, toujours plus

petites et irrégulièrement réparties, sont à pore rond ou ovale. On ne les observe d'ordinaire que sur le bois automnal. Elles sont plus grandes dans le corps des racines que dans celui des tiges. On les rencontre souvent chez les Cupressinées, à l'exception de quelques genres comme *Callitris*, tandis qu'elles sont rares chez les Abiétinées, les Araucariées, les Taxinées et Taxodinées, et font même défaut chez quelques Pins, tels que *Pinus maritima*, *P. sylvestris*. Leur présence comme leur absence pourront, le cas échéant, être utilisées pour déterminer les affinités des fossiles avec les bois vivants.

Les rayons du bois sont plus ou moins longs et étroits, continus ou discontinus. Ils sont en général unisériés, plus rarement pluri-sériés, et se composent d'une ou plusieurs rangées de cellules situées l'une au dessous de l'autre. Le nombre des étages, c'est-à-dire des séries superposées, varie dans une même couche de rayon médullaire. Il est d'ordinaire peu élevé. Certains genres, comme *Cunninghamia* et *Sequoia*, n'en comptent que deux ou trois, parfois même un seul étage. Chez les Araucariées, les Taxodinées, surtout chez les Abiétinées et le genre *Pinus*, on en trouve depuis cinq jusqu'à quinze. Mais il n'est pas rare de voir certains rayons présenter en hauteur plus de quarante étages. Dans le sens transversal, la largeur de chaque rayon est remarquable chez les *Araucaria* ; les cellules radiales sont, au contraire, très étroites chez quelques Abiétinées. Sur une même section de dimensions données, le nombre des rayons est aussi très variable. Ces derniers sont en général plus nombreux chez les Abiétinées. Mais ce sont là des particularités trop flottantes, sujettes à des exceptions et sur lesquelles on ne peut asseoir aucune règle.

Les cellules radiales, allongées horizontalement, sont ponctuées sur leur plan de contact avec la face principale des trachéides. Ces ponctuations sont plus petites que les ponctuations normales, ellipsoïdes ou obliquement ovales et presque toujours dépourvues d'aréoles. Les parois latérales de ces cellules radiales sont en outre souvent noduleuses et comme relevées d'ornements en saillie ou de sinuosités. Visibles seulement sous de forts grossissements, tous ces détails de structure, dont le nombre, la disposition paraissent caractéristiques, ont été employés avec quelque succès pour aider à la distinction générique et spécifique des bois des Conifères. Les observations de GOTHAN¹, d'ESSNER² et de KRAUS³ tendent à démontrer que les rayons médullaires sont appelés à prendre place

1. W. GOTHAN. Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer (*Abhandl. K. Preuss. Geol. Landesanst.*, Heft XLIV, 1905).

2. ESSNER. — *Ueber den diagnost. Werth der Anzahl und Höhe der Markstrahlen bei den Coniferen* (*Abh. Nat. Ges. zu Halle*, Bd. XVI, 1882).

3. KRAUS. — *Beitrage zur Kenntniss fossiler Hölzer*. *Abh. Naturf. Ges. Halle*, 1882, 1884, 1887.

parmi les tissus les plus faciles à être utilisés dans la détermination et la classification des bois des Conifères.

Le bois secondaire de ces plantes a parfois ses trachéides entremêlés de parenchyme ligneux. Ce tissu, différencié aux dépens de la masse prosenchymateuse, est toujours peu abondant. Il comprend diverses files verticales, régulières, plus ou moins prismatiques, composées de cellules allongées, larges, à membranes minces, non plus terminées en fuseau et accolées par des faces obliques, mais cloisonnées horizontalement de distance en distance ; leurs ponctuations sont effacées ou demeurent petites et irrégulières. Ce parenchyme ligneux est plus ou moins développé selon les catégories de bois que l'on examine. On le rencontre fréquemment dans le bois des Séquoiées, mais il ne donne lieu dans ces plantes qu'à des rangées éparses, isolées, remplies de résine et qui traversent verticalement le corps ligneux. Il est souvent abondant chez les Cupressinées, les Podocarpées, les Taxodinées. Par contre, il est rare ou fait même défaut chez les *Araucaria*, les *Dammara*, les *Cedrus*, etc. Son absence ou sa présence fournit un caractère important pour la diagnose des Conifères, concurremment avec les tubes sécréteurs de la résine.

Considérés en eux-mêmes, les canaux résinifères sont une dépendance du parenchyme ligneux, dont ils dérivent certainement. Les uns cheminent dans le sens vertical et s'insinuent alors entre les trachéides, les autres s'étendent horizontalement, quand ils sont placés au milieu d'un rayon du bois plurisérié. Leur paroi est formé d'une ou deux assises de cellules sécrétrices à membranes minces, subérisées et sans sculpture. Ces canaux existent chez les genres *Pinus*, *Larix*, *Picea*, *Pseudotsuga*. On les observe à la fois dans les zones printanière, estivale et automnale, ou seulement dans l'une d'elles.

On sait enfin que sous l'influence d'actions traumatiques, il peut s'opérer dans un tissu, qui normalement ne possède pas d'éléments sécréteurs, une résinification locale des cellules. Dans ce cas, le produit ainsi accumulé à l'intérieur des lacunes peut donner l'apparence de tubes sécréteurs, que l'on ne devra pas perdre de vue dans l'étude des bois fossiles, afin de ne pas confondre les traînées résineuses résultant d'une altération consécutive des tissus avec la résine primitive et les appareils destinés à leur donner naissance.

Si l'on examine maintenant les notions exposées plus haut, pour en déduire leur importance en vue de la distinction des bois de Conifères fossiles, on constate tout d'abord que les couches annuelles ne présentent ni par leur absence, ni par leur présence, pas plus par leur épaisseur aucun appui pour la caractéristique ; il en est de même de la longueur, de la largeur des trachéides, des ponctuations des faces tangentielles. Par contre, on trouve des indica-

tions sûres, pour la détermination et la classification des bois des plantes en question, dans les particularités suivantes : la forme, la disposition des ponctuations aréolées radiales, la présence des trachéides spirales, l'existence de parenchyme ligneux ou de canaux sécréteurs de la résine. C'est en combinant cet ordre de caractères différentiels avec ceux que fournissent l'arrangement des rayons médullaires, le nombre de leurs étages, les ornements pariétales de leurs cellules que l'on peut parvenir à fonder des sections rationnelles et correspondant en général non pas à un genre déterminé, mais à des types ligneux qui embrassent un plus ou moins grand nombre de genres et quelquefois aussi plusieurs tribus. Malheureusement, l'observation sur les fossiles des détails de structure entre les rayons du bois et les trachéides est toujours difficile, souvent même rendue impossible soit par la trop grande transparence ou à l'inverse par l'opacité des préparations, soit par le dépôt de substances noires. On peut donc se borner, conformément aux conclusions de KRAUS, à classer les bois de Conifères fossiles dans les cinq groupes à présent classiques : *Araucarioxylon*, *Cedroxylon*, *Cupressinoxylon*, *Pityoxylon* et *Taxoxylon*.

*Laboratoire d'Anatomie comparée des Végétaux vivants
et Fossiles du Muséum.*